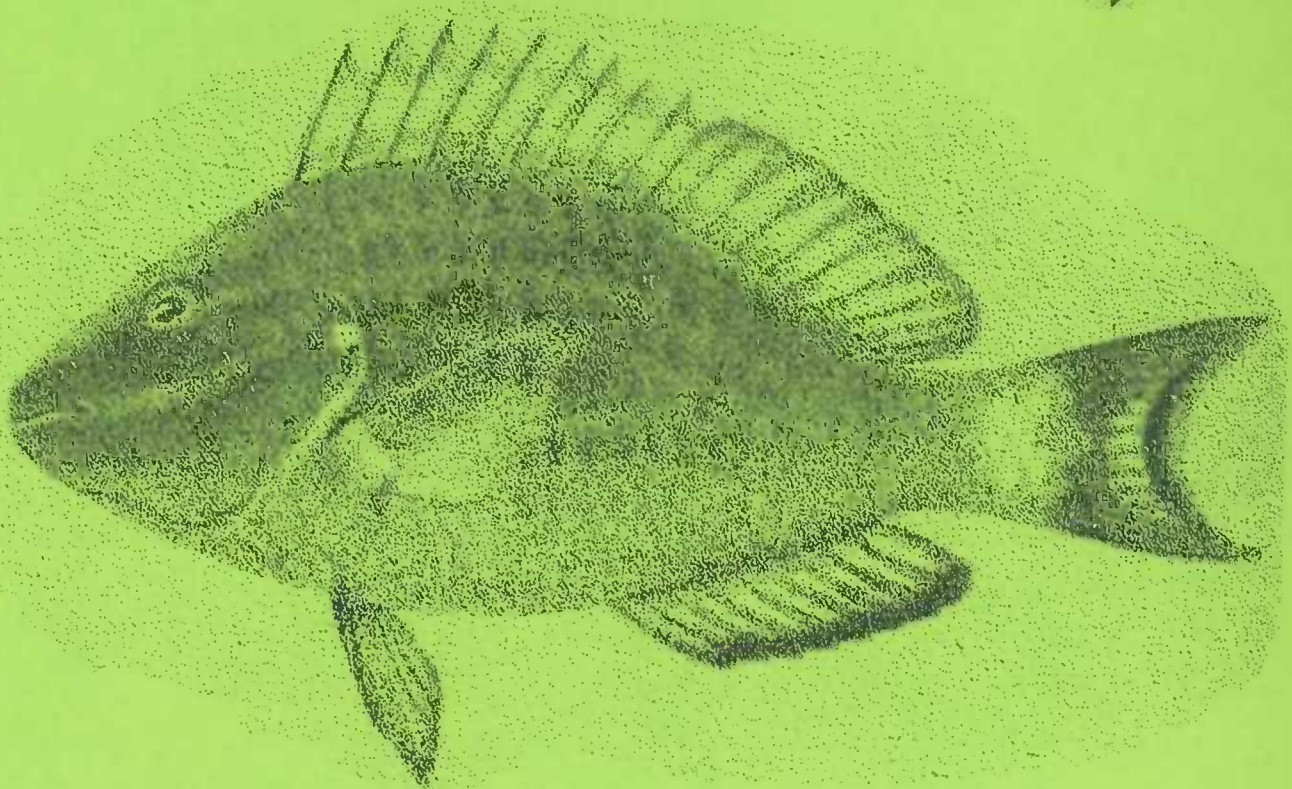
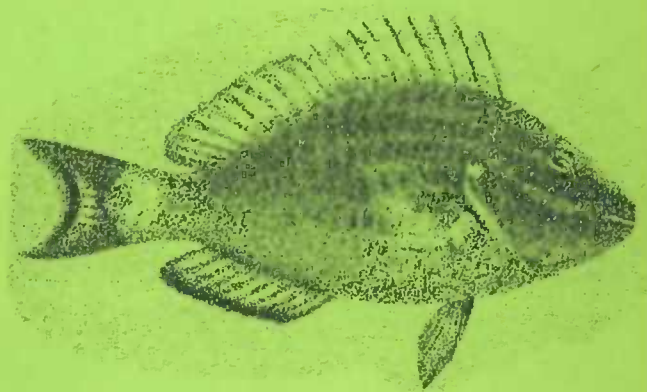


Territoriumbezit, opname, groei en
reproductie bij de terminale mannen van
Sparisoma viride



Doctoraalverslag van Onno E. Diekmann
Rijks Universiteit Groningen
Vakgroep Mariene Biologie
Mei 1994

Territorium bezit, opname, groei en
reproductie bij terminale mannen van
Sparisoma viride

Doctoraalverslag van Onno E. Diekmann
Rijks Universiteit Groningen
Vakgroep Mariene Biologie
15 December 1993

Rijksuniversiteit Groningen
Bibliotheek Biologisch Centrum
Kerklaan 30 — Postbus 14
9750 AA HAREN

SAMENVATTING

Er is onderzoek gedaan op het koraalrif voor het onderzoeks instituut Karpata op Bonaire naar de relatie tussen territoriumbezit, voedselopname, reproductie en groei van *Sparisoma viride* (stoplight papegaaivis). De populatie van *S. viride* bestaat uit juveniele, midfase, groepsterminale en territoriale terminale vissen. Midfasen kunnen door geslachtsverandering terminaal worden.

Dit onderzoek spitst zich toe op de terminale mannen van *S. viride*. Territoriale terminale mannen nemen significant minder happen dan groeps terminale mannen. Territoriale mannen besteden minder tijd aan fourageren en meer tijd aan ander gedrag zoals paaien en het verdedigen van een territorium. Desondanks is de opname aan organische stof, eiwit en energie gelijk of zelfs hoger dan de opname van de groeps terminale mannen. De totaal geassimileerde hoeveelheden organische stof (AFDW), proteïne en energie van territoriale mannen liggen significant hoger dan van de groepsmannen. Ondanks deze grotere assimilatie groeien territoriale mannen niet. Dit in tegenstelling tot de groepsmannen. Een territoriale man paait dagelijks met iedere midfase in zijn territorium. Groeps mannen paaien zelden.

Individueel van *S. viride* kunnen verschillende strategieën volgen om deel te nemen aan de reproductie. Ze kunnen midfase blijven en een plek in een territorium veroveren. Een midfase kan ook van sekse veranderen en een terminale man worden. In dat geval kunnen ze pas aan de reproductie deelnemen als ze groot genoeg zijn om een territorium te veroveren. Aan het territoriale man zijn gaat dus een groeifase op het ondiepe rif vooraf. Territoriale mannen groeien niet meer maar stoppen die extra energie in de reproductie.

SAMENVATTING	1
INHOUD	2
1. INLEIDING	3
2. MATERIAAL EN METHODEN	5
2.1 Onderzoeksgebied	5
2.2 Onderzoeksvis	6
2.3 Vangen van vissen	7
2.4 Meten en wegen	7
2.5 Visgroei	8
2.6 Happen per dag	8
2.7 Dieetsamenstelling	9
2.8 Opname aan AFDW per dag	9
2.8.1 Opname aan AFDW per hap	9
2.8.2 Aantal happen per vegetatie per dag	11
2.9 Opname proteïne per dag	11
2.10 Opname energie per dag	11
2.11 Assimilatie van AFDW, proteïne en energie	12
2.12 Toetsen	13
3. RESULTATEN	14
3.1 Individueel gevolgde vissen	14
3.2 Groei	14
3.3 Fourageer inspanning in aantal happen per 30 minuten en per dag	14
3.4 Dieetsamenstelling	14
3.5 Opname van AFDW, proteïne en energie	15
3.6 Assimilatie van AFDW, proteïne en energie	15
4. CONCLUSIE EN DISCUSSIE	26
5. DANKWOORD	29
6. LITERATUUR	30

1. INLEIDING

Koraalriffen staan bekend als de meest produktieve aquatische ecosystemen in de wereld. Algen zijn de belangrijkste primaire producenten in het koraalrifecosysteem (Lewis 1977). De biomassa van de algenvegetatie op het koraalrif is laag in vergelijking met gematigde kustecosystemen (Borowitzka 1981). Dit systeem van hoge primaire produktie en lage biomassa wordt veroorzaakt door intensieve begrazing van de algen door herbivoren, vnl. vissen en zeeëgels (Carpenter 1986) die een hoge dichtheid hebben in het koraalrif ecosysteem (Borowitzka 1981).

De begrazing van algen door herbivoren zorgt er voor dat het koraalrif niet overgroeit met algen (Wanders 1977, Potts 1977, Lewis 1986). Kooiexperimenten op stukken rif tonen aan dat uitsluiting van herbivoren tot gevolg heeft dat zeer snel een dikke algenmat ontstaat (Carpenter 1986, Wanders 1977, Lewis 1986). Ook in het geval van territoriaal gedrag van de herbivore juffervissen (Pomacentridae) die actief een stuk rif beschermen tegen vissen van buiten het gebied ontstaat binnen het territorium een hogere biomassa dan daarbuiten (Montgomery 1980, Horn 1989), door een verlaging van de begrazingsdruk (Brawley & Adey 1977, Klumpp & Polunin 1989). Sinds de massale sterfte van de zeeëgel (*Diadema antillarum*) in het Caraïbisch gebied behoren de herbivore vissen tot de belangrijkste consumenten van primaire produktie. De hoge dichtheid aan herbivore vissen bestaat voor het grootste gedeelte uit papegaaivissen (Scaridae) samen met doktersvissen (Acanthuridae) en juffervissen (Pomacentridae) (Carpenter 1990, Lewis & Wainwright 1985).

Gezien het belang van begrazing door herbivoren voor het behoud van het koraalrif ecosysteem is door de Rijksuniversiteit Groningen een onderzoek gestart op het koraalrif van Bonaire. Onderzoek wordt gedaan aan de herbivore rifvis, de stoplight papegaaivis (*Sparisoma viride* Bonnaterra). *S. viride* is voor dit onderzoek gekozen omdat deze vis zeer algemeen voorkomt op het rif en zich makkelijk laat observeren. Het onderzoek is opgesplitst in twee projecten. Het eerste project betreft het gedrag van *S. viride* en dan met name de energieverdeling over de verschillende activiteiten. Het tweede legt meer de nadruk op de primaire produktie van de algen en de hoeveelheid energie die hiervan wordt benut door *S. viride*.

De populatie van *S. viride* voor Karpata is opgebouwd uit juveniele-, midfase- en terminale dieren. De terminale dieren zijn allen mannetjes en zijn onder te verdelen in twee groepen: territoriale mannen en groepsmannen (Vaandrager 1988). Groepsmannen fourageren op het ondiepe rif terwijl territoriale mannen fourageren binnen een duidelijk afgegrensd territorium dat dieper op het rif gelegen is. Verschillen in fourageergedrag tussen groeps- en territoriale mannen lijkt verband te houden met het hebben van een territorium (Vaandrager 1988, Veghel 1989). Territoriale vissen van gelijke grootte en gewicht als groepsvissen

nemen significant minder happen per dag (Oppen 1990).

Dit doctoraal onderwerp is een combinatie van de twee hoofdprojecten en heeft als doel de relatie vast te stellen tussen territorium bezit, voedselopname, groei en reproductief succes bij terminale mannen van *S. viride*.

2. MATERIAAL EN METHODE

2.1 Onderzoeksgebied

Het onderzoek vond plaats in het Caraïbisch gebied, op het rif van Bonaire voor het onderzoeksinstituut Karpata ($12^{\circ}13'N$, $68^{\circ}20'W$) (Fig.1.). Het rif bij Bonaire is een typisch franje rif dat kan als volgt worden verdeeld in verschillende zones (Fig.2.). Van 0-0.3m diepte begint een ondiep kalkplateau dat alleen bij hoge waterstand door papegaaivissen wordt begraasd. Van 0.3-3.5m diepte volgt de ondiepe rifzone. Deze zone bestaat uit koraalpuin van *Acropora palmata* en *A. cervicornis* bedekt met ijle turf en kalkroodwieren waaronder endolitische algen groeien. De gorgoon zone (3.5-6m diepte) is een groot plateau bestaande uit los sediment en koraalpuin, voornamelijk afkomstig van dode kolonies *A. cervicornis*. Deze zone wordt gekenmerkt door de aanwezigheid van een hoge dichtheid aan gorgonen. De koraal dichtheid neemt met toenemende diepte toe en de hoogste dichtheid koralen vinden we op de blauwe rand (6-12m diepte). Deze zone wordt tevens gekenmerkt door een hoge diversiteit aan koralen. Langs de rifhelling (12-24m diepte) neemt de dichtheid en diversiteit aan koralen weer af (Bak 1975, Bak 1977, Wanders 1976).

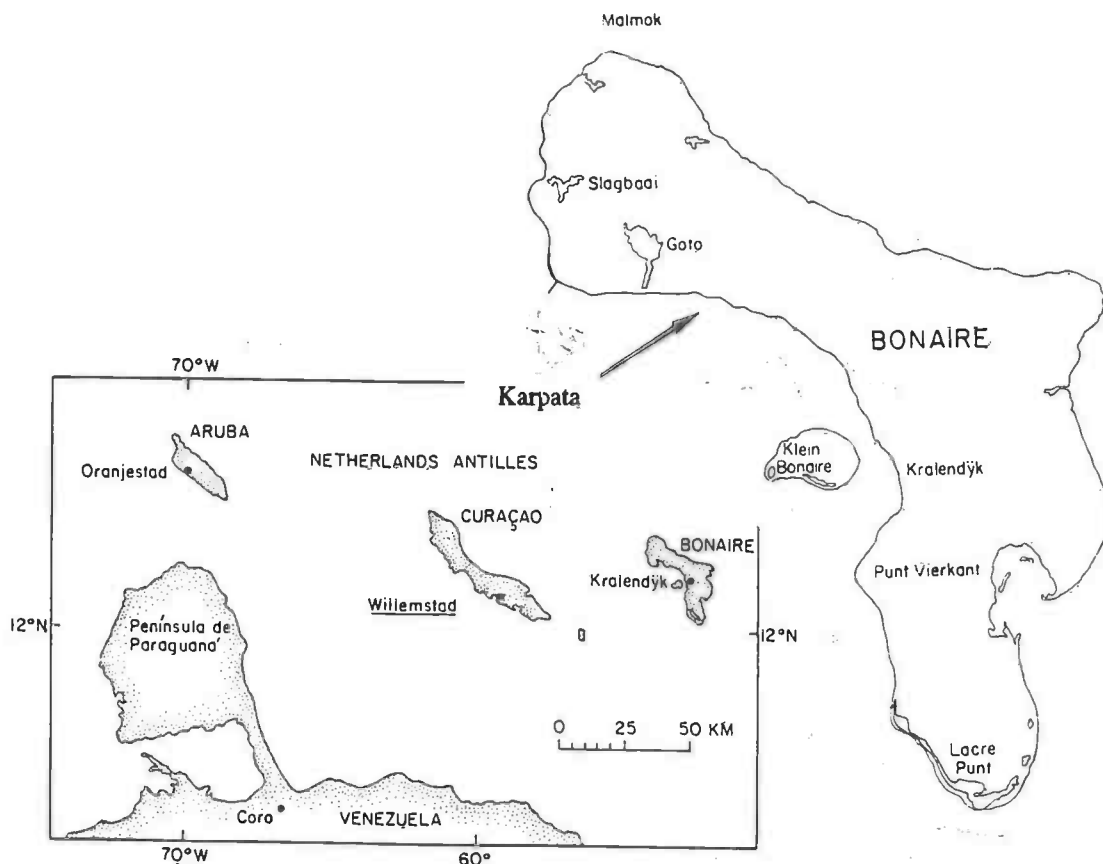


Fig. 1. Kaart van de Nederlandse Antillen in de Caraïbische zee (Duyl 1983) en de plaats van het ecologisch centrum Karpata alwaar het onderzoek heeft plaatsgevonden.

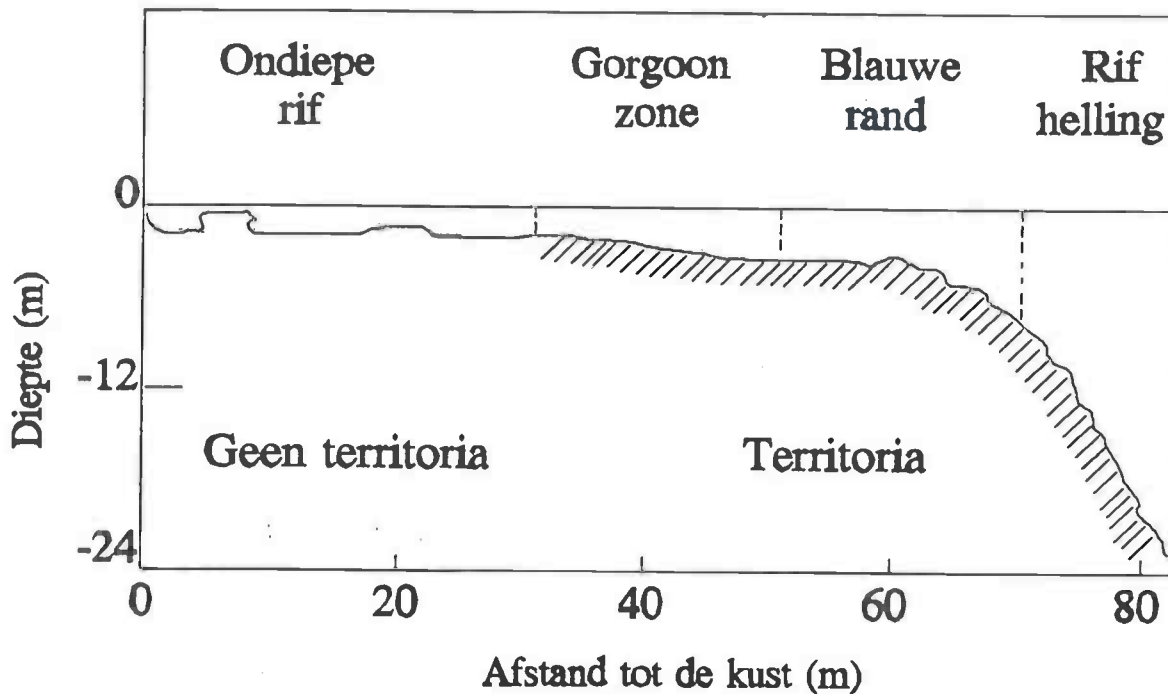


Fig. 2. Profiel van het rif voor Karpata waar het veldwerk is uitgevoerd. Het gearceerde gebied geeft aan waar zich de territoria van *S. viride* bevinden (Bruggemann, 1994a).

2.2 Onderzoeksvij

De stoplicht parrotfish, *Sparisoma viride* (Bonnaterre), is een grote herbivore vis (maximale vorklengte ± 450 mm) (Hanley 1984). *S. viride* kent drie levensstadia te weten: juveniel, midfase en terminale fase dieren. *S. viride* is protogyn en vertoont volledig sexueel dichromatisme waarbij de kleuren van de terminale dieren blijvend zijn (Reinboth 1968, Robertson & Warner 1978). De midfase dieren zijn meestal vrouwtjes, $\pm 4\%$ van de kleine midfasen is mannelijk (Hanley 1984). De terminale fase bestaat geheel uit mannelijke individuen (Hanley 1984). De terminale mannen kunnen verdeeld worden in twee sociale categorieën: groeps terminale mannen en territoriale terminale mannen. Groeps mannen en midfasen leven in losse aggregaties op het ondiepe gedeelte van het rif (0-4m diepte). Territoriale terminale mannen bezetten de rest van het diepere rif (4-24m diepte) en delen hun territorium met een aantal midfasen die tezamen een harem vormen. De terminale vissen zijn onderling te onderscheiden door het voor elke vis afwijkende patroon van de gele vlek op de staart. Gepaaid wordt er elke dag, vaak meerdere keren en uitsluitend door territoriale mannen op het diepere rif en slechts in enkele gevallen door de zeer grote groeps mannen (Rooij et al. 1993). De dichtheid van *S. viride* bedraagt 24 individuen per 200m^2 op het

ondiepe rif en 5 individuen per 200m² op het diepere rif (Rooij et al. 1993). *S. viride* is overdag actief en slaapt 's nachts op een beschutte plek op het rif (Lewis 1986). Territoriale dieren hebben vaak een slaapplek binnen hun eigen territorium terwijl groepsdieren tot op grote afstand (tot 500m) van hun fourageerplek een slaapplek hebben (eigen observatie). *S. viride* is een schraper die epilithische algen, endolitische algen en korstvormende kalkroodwieren van het carbonaat substraat afschraapt. Incidenteel worden hapten genomen op levend koraal of worden sponzen of wormen opgenomen. De opgenomen algen en substraat worden vermalen in de achter de bek liggende faryngale molen.

2.3 Vangen van vissen

De groepsvissen (midfase en terminale fase) werden gevangen met een Seine net (hoogte = 6m, lengte = 60m) wat aan de bovenkant was voorzien van drijvers en aan de onderkant van een lood lijn. Dit net werd in een cirkel gelegd en als een worst opgebonden. Om zoveel mogelijk vissen in een keer te vangen werd het net voor de helft neergelaten. Van twee kanten werden de vissen in het net gedreven waarna het net werd gesloten. De ingesloten vissen werden vervolgens binnen het net gevangen met behulp van kleine handnetjes door de vis in het grote staande net te drijven. Alle vissen werden overgebracht naar een groot bassin met stromend zeewater, waar zij een nacht overbleven zodat 's ochtends de darm leeg was.

Aangezien de territoriale mannen te diep zitten voor het net, werden deze vissen 's nachts gevangen met behulp van kleine handnetjes en quinaldine (om indien nodig de vis te kunnen verdoven) (Gibson 1966). Tegen de avond werden de territoriale mannen naar hun slaapplek gevolgd waarna een boeitje bij de plek werd achtergelaten. 's Nachts kon de vis makkelijk worden terug gevonden. De territoriale vissen werden in een ander bassin gedaan omdat het belangrijk was dat zij vroeg in de ochtend weer in hun eigen territorium terug werden gezet.

2.4 Meten en wegen

Van alle vissen werd de vorklengte en het gewicht bepaald. De vorklengte is de afstand van de bek (gesloten) tot het midden van de staart genomen. De vissen werden eerst verdoofd met quinaldine (1 ml/10 l zeewater) zodat ze makkelijk te behandelen waren. Voor het wegen werd eerst gecontroleerd of de darm echt leeg was en of er eieren of hom aanwezig was door voorzichtig drukkend vanaf de buik richting de anus te masseren. Grote vissen (>1000gr.) werden gewogen op een balans (Ohaus) tot 1 gram nauwkeurig, terwijl kleinere vissen werden gewogen op een elektrische bovenweger (Sartorius PT1200) tot 0.1 g nauwkeurig. Om gewichts variaties door aanhangend water zoveel mogelijk te vermijden werden de vissen in een doek gewikkeld. Het gewicht van de doek werd hierna van het totaal gewicht afgetrokken.

2.5 Visgroei

Om de groeisnelheid van *S. viride* te bepalen werden de gevangen vissen gemerkt zodat ze later weer gevangen konden worden voor een tweede meetserie. Alle gevangen vissen werden gemerkt door stukjes van de staartvin, rugvin en anaalvin te knippen. Tijdens de onderzoeks periode zijn drie keer vissen gevangen. Na elke vangst werden de merken in de vinnen opnieuw aangebracht omdat de vaak vergaande regeneratie van de geknipte vinnen de identificatie in het veld bemoeilijkt.

De toename in gewicht tussen twee vangst perioden is de groei over die periode. Het aantal groeidagen werd als volgt berekend: tellen van dagen groei werd als volgt gedaan: beginnen op de vrijlaatdag tot nieuwe vangdag min een dag. Dit werd gedaan omdat ervan uitgegaan werd dat een gevangen vis van de stress moet bekomen en op de dag dat hij wordt vrijgelaten weinig eet en daarom niet zal groeien. De groei werd berekend volgens de formule:

$$\text{groei/grvis/dag} = \frac{\text{visgewicht2} - \text{visgewicht1}}{t2 - t1} / \text{visgewicht}$$

(Wootton, 1990)

2.6 Happen per dag

Om inzicht te krijgen in de relatie tussen visgewicht en dagelijkse voedselopname, werden grote en kleine gemerkte vissen geprotocolleerd. De volledige daycovers zijn gemaakt in twee perioden, een periode van mei tot en met juni en een periode van augustus tot en met oktober. Tijdens de tweede periode is zeer gedetailleerd gekeken naar het dieetsamenstelling.

Het totaal aantal happen per dag werd verkregen door 8 keer per dag op vooraf bepaalde tijdstippen een gemerkte vis een half uur te volgen en in die tijd het aantal happen te tellen. Het eerste halve uur begon om 7.30 uur en dan telkens om het uur tot de laatste telling om 18.00 uur. Door het aantal happen per half uur in een grafiek te zetten en de oppervlakte onder de grafiek uit te rekenen kon het totaal aantal happen per dag berekend worden.

Om het verschil in fourageeractiviteit tussen territoriale vissen en groepsvissen aan te tonen is voor een groot aantal vissen van verschillende gewichten het aantal happen geteld per 30 minuten op 3 tijdstippen op de dag te weten : 10.30, 12.00, 13.30. Dit zijn de tijden op de dag waarop de meeste happen genomen worden. Er werden happen geteld van juveniele, midfase en terminale vissen op het ondiepe rif (0-4m diepte) en het diepere rif (4-12m diepte).

2.7 Dieetsamenstelling

Het dieet van *S. viride* bestaat uit verschillende vegetatie typen waaronder: hoge turf (Hotu), ijle turf (Ytu), endolitische algen (Endo) en kalkroodwier (Krw), verscheidene soorten macroalgen en koralen. Van de terminale dieren, groeps zowel als territoriaal, is precies onderzocht wat ze eten. Tijdens het volgen van de vis in het veld werd van elke hap bekeken op welke vegetatie deze genomen werd. Tijdens het volgen van de gemerkte vissen om het aantal happen te tellen werd bij happen op hoge turf genoteerd of deze happen binnen of buiten een juffervis territorium werden genomen.

2.8 Opname aan AFDW per dag

De opname aan organisch materiaal wordt uitgedrukt in de hoeveelheid AFDW dat per dag opgenomen wordt. De totale opname aan AFDW is het produkt van de opname aan AFDW per hap en het aantal happen per dag. Aangezien het dieet van groeps en territoriale mannen uit verschillende vegetatie typen bestaat moet voor elk vegetatie type het opgenomen AFDW per dag bepaald worden. De som van de opname AFDW per vegetatie type per dag geeft de totale opname AFDW per dag.

2.8.1 Opname aan AFDW per hap

Voor de verschillende vegetatie typen waaruit het dieet van *S. viride* bestaat is in het veld of in het lab de opname per hap bepaald. In het veld werd van alle soorten macroalgen en koralen welke door *S. viride* regelmatig werden geconsumeerd de opname per hap bepaald door zo natuurlijk mogelijk happen te imiteren. Voor een aantal macroalgen is dit gedaan met behulp van een kakenstelsel van *S. viride*, voor de koralen werd een nijptang gebruikt. Van de verschillende algen werden meerdere keren (n=6) happen genomen (n=10). van de koralen werden verschillende hoeveelheden happen genomen (n=50-120) zodat voldoende materiaal voor handen was om het asvrij drooggewicht te kunnen bepalen.

Voor de belangrijkste voedseltypen van *S. viride*, Hotu, Ytu, Endo en Krw, is de opname per hap experimenteel bepaald. Deze experimenten werden uitgevoerd in grote bassins met stromend zeewater, met een groeps of territoriale vis. Uit de fourageergebieden van de groeps en territoriale mannen werden blokken natuurlijk substraat verzameld met een homogene algen bedekking. Na de blokken op gelijke grote te hebben gezaagd wordt een blok aangeboden en een als controle bewaard. Het aantal happen genomen op elk blok wordt bijgehouden. Het verschil tussen het experimentele blok en het controle blok gedeeld door het aantal happen op dat blok geeft de opname in asvrijdrooggewicht per hap. Bij de berekening van AFDW per hap voor Ytu moet onderscheid gemaakt worden tussen het percentage happen op Ytu op Endo en het percentage happen op Ytu op Krw (Bruggemann et al. 1994a, tabel 3). Een eerste conclusie uit dit experiment is dat de opname aan AFDW afhankelijk is van het visgewicht. Een toename in visgewicht betekent een hogere opname

per hap. De opname per hap op hoge dichtheid *Acropora palmata* of *Acropora cervicornus* (hard) substraat is significant lager dan de opname per hap op lage dichtheid *Montastrea annularis* (zacht) substraat (Bruggemann et al. 1994b, figuur 1). Vandaar dat bij de berekening van de opname per hap de vegetatie typen Hotu, Ytu, Endo en Krw opgesplitst zijn hoge dichtheid en lage dichtheid substraat. Een tweede conclusie uit deze experimenten is dat de opname per hap bepaald wordt door het substraat waarop gegraasd wordt. Voor deze vier vegetatie typen wordt de opname per hap berekend met de uit het opname experiment verkregen regressie vergelijkingen. De berekende opname per hap geldt voor een gemiddelde biomassa van $18.94 \text{ mgAFDW} \cdot \text{cm}^{-2}$ en moet gecorrigeerd worden voor het verschil in biomassa tussen de blokken gebruikt in het experiment (Bruggemann et al. 1994b, tabel 1) en de biomassa van de vegetatie typen in het veld (Bruggemann et al. 1994a, tabel 6). De derde conclusie uit het opname experiment is dat de opname per hap afhankelijk is van de biomassa in het veld. Hierna volgt nog een correctie voor het verschil in hapgrootte tussen happen genomen in het veld en happen genomen tijdens het opname experiment. Hierbij moet rekening gehouden worden met happen op hoge en lage dichtheid substraat en dat de hapgrootte gewichts afhankelijk is (Bruggemann et al. 1994b, tabel 6). Voor *M. annularis* en *Colpophyllia* sp. is de opname per hap bepaald door het $\text{AFDW} \cdot \text{cm}^{-2}$ te vermenigvuldigen met het hapvolume (Bruggemann et al. 1994a, tabel 5). Het hapvolume is ook afhankelijk van het visgewicht, toenemend visgewicht geeft een toename in hapvolume.

Voor macroalgen (lobophora, dictyota en pluk) en koralen (*Agaricia*, *Eusimilia*, *Madracis* en *millepora*) werd de opname per hap in het veld bepaald door het imiteren van happen (zie dieetsamenstelling). Voor de koralen *M. annularis* en *C. natans* is de opname per hap in het veld bepaald met behulp van de grootte van het hapspoor.

Het asvrij drooggewicht van de voedseltypen werd als volgt bepaald. Van de verschillende vegetaties werden monsters verzameld in het veld (zie dieetsamenstelling). Alle monsters werden ± 2 weken gedroogd in een droogstoof bij 60°C . In een executor werden de monsters gekoeld tot kamertemperatuur waarna de monsters gewogen werden op een balansweegschaal (Tamson model 110) tot 0.001 gram nauwkeurig.

Het AFDW werd verkregen door de gedroogde monsters te vermalen tot poeder in een mortier. Na weer een aantal dagen drogen werd een gedeelte van het monster overgebracht in een cupje waarvan het gewicht bekend was en weer gewogen. Het monster werd verast in een oven bij 500°C gedurende 6 uur. Na verassen werd afgekoeld tot $\pm 60^\circ\text{C}$ in een executor en weer gewogen. Het verschil tussen gewicht voor en na verassen geeft het gehalte organische stof van het monster oftewel het AFDW.

2.8.2 Aantal happen per vegetatie per dag

Het percentage hoge en lage dichtheid substraat verschilt per rifzone en ook de verdeling van het aantal happen op hoge en lage dichtheid substraat varieert per rifzone (Bruggemann et al. 1994a, tabel 4). De verhouding tussen happen op lage en happen op hoge dichtheid substraat voor de betreffende rifzone moet verdisconteerd worden met het getelde aantal happen op dat vegetatietype. Door de opname AFDW per hap per vegetatie te vermenigvuldigen met het aantal happen per vegetatie per dag wordt de totale opname in AFDW per vegetatie per dag verkregen. Optellen van de opnames per vegetatie geeft de totale opname aan AFDW per dag.

2.9 Opname aan Proteïne per dag

Voor de verschillende vegetatie typen is het proteïne gehalte bepaald. Dit is gedaan door middel van een aangepaste methode volgens Lowry et al. (1951) waarbij de procedure werd gevolgd zoals die beschreven is door Montgomery en Gerking (1980). Om de proteïne concentratie te bepalen werd de absorptie gemeten met een Hach spectrofotometer (model DR3000). Met behulp van Bovine gammaglobuline werd een ijklijn berekend. De opname aan proteïne is een percentage van de opname aan AFDW per dag. Deze wordt berekend aan de hand van de opname AFDW per vegetatie per dag. De opname aan AFDW voor een bepaald vegetatietype moet vermenigvuldigd worden met de hoeveelheid proteïne per gram AFDW voor dat vegetatietype (Bruggemann et al. 1994a, tabel 6). Voor Hotu en Ytu geldt dat een hap genomen op deze vegetatie bestaat uit een epilithische fractie en een endolithische fractie doordat een gedeelte van het onderliggende substraat wordt meegenomen. Hoe zwaarder een vis is hoe groter de endolithische fractie die wordt opgenomen. Er is tevens verschil in de opname van de fracties tussen hoge en lage dichtheid substraat. Voor Ytu moet wederom onderscheid gemaakt worden tussen Ytu op Endo en Ytu op Krw voor wat betreft de verhouding waarin het gegeten wordt. De som van de opnames per vegetatie type per dag geeft de totaal opgenomen hoeveelheid proteïne per dag.

2.10 Opname aan Energie per dag

De energie gehalten van de verschillende vegetatie typen (in $\text{mg} \cdot \text{gAFDW}^{-1}$) werden bepaald uit C en N ratio's in een Carlo Erba Elemental Analyzer volgens een aangepaste stoichiometrische methode zoals beschreven door Gnaiger en Bitterlich (1984) (Bruggemann, 1994a). De energie opname is net als de opname aan proteïne een percentage van het AFDW. De opname aan energie is het produkt van de opname aan AFDW voor een vegetatietype en de hoeveelheid energie per gram AFDW. Voor Hotu en Ytu geldt hetzelfde als bij de proteïne berekening. De totaal opgenomen hoeveelheid energie per dag is de som van de opgenomen energie per vegetatie per dag.

2.11 Assimilatie van AFDW, proteïne en energie

Assimilatie efficiëntie is de efficiëntie waarmee de opgenomen hoeveelheden geassimileerd worden. De assimilatie efficiëntie is in bassins in het lab bepaald door middel van de directe methode. De directe methode houdt in dat het verschil berekend wordt tussen de hoeveelheid opgenomen voedsel en de feces die geproduceerd wordt. Op deze manier is de assimilatie efficiëntie berekend voor AFDW, proteïne en energie. De assimilatie is afhankelijk van sustraatdichtheid (Bruggemann et al. 1994b, tabel 2 en 3). Het produkt van de hoeveelheid opgenomen AFDW per vegetatie per dag en de assimilatie efficiëntie van AFDW van die vegetatie op hoge en lage dichtheid substraat geeft het geassimileerde AFDW per vegetatie per dag. De geassimileerde hoeveelheden per vegetatie per dag moeten opgeteld worden om de totaal geassimileerde hoeveelheid AFDW per dag te krijgen. Om de totale hoeveelheid geassimileerde proteïne en energie per dag te krijgen moet dezelfde procedure als bij AFDW gevolgd worden.

2.12 Toetsing

Om te testen of het aantal happen per 30 minuten voor ondiep fouragerende vissen significant hoger ligt dan dieper fouragerende vissen is een ANCOVA toegepast omdat de gemiddelde gewichten van de twee groepen van elkaar afweken. Voorwaarden voor een ANCOVA zijn : De slopes van de regressielijnen (figuur 5) verschillen niet significant van elkaar en de varianties verschillen niet significant.

Is aan deze voorwaarden voldaan dan mag een Ancova worden toegepast. (Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. Box. 14.10).

Voor de individuele vissen is een t-test gedaan om aan te tonen dat net als bij het aantal happen per 30 minuten het totaal aantal happen van groepsterminale mannen significant hoger ligt dan territoriale terminale mannen. Met deze test wordt gekeken of de gemiddelden van de groepen en territoriale vissen significant van elkaar verschillen.

Met behulp van SPSS/PC+ (ANOVA) is getest of de opname van AFDW, Proteïne en Energie door groepen en territoriale mannen significant van elkaar verschillen. Dit is ook gedaan voor de geassimileerde hoeveelheden AFDW, Proteïne en Energie (Norusis, 1990).

Met een sign-test (Siegel, 1956) is getest of er een significante verandering plaatsvindt in de opname YTU, HOTU en de rest in de loop van de dag. Voor territoriale en groepen mannen is daarvoor gekeken naar de happen genomen voor 12.00 en na 12.00. Er zijn happen geteld gedurende 30 minuten op de tijdstippen 12.00 en 13.30 uur in het geval van groepen en territoriale midfases. Van deze happen is nauwkeurig gekeken op welke vegetatie ze genomen werden. Wanneer om 13.30 uur meer van een vegetatie werd gegeten dan om 12.00 kreeg het een positief teken, omgekeerd een negatief teken. H_0 : geen significant verschil, H_1 : significant verschil \neq .

3. RESULTATEN

3.1 Individueel gevolgde vissen

In tabel 1. staan alle gegevens van de individueel gevolgde vissen. In de eerste kolom staat het gewicht van de vissen. Van een aantal vissen zijn de gewichten van twee vangseries bekend en is de groei berekend. In de een na laatste kolom staan het aantal paaiingen dat genoteerd is tijdens het volgen met het tijdstip van volgen.

3.2 Groei

Van alle gevangen vissen staat de groei in mg/gramvisgewicht/dag in figuur 3. De groei gegevens van alle gemerkte vissen staan in figuur 4. In de figuur is de absolute groei per gram visgewicht uitgezet tegen het visgewicht. Er is een duidelijke afname van de groei bij toename van het visgewicht. Voor twee van de drie territoriale vissen (∇) negatieve groei te zien, dat is een afname in gewicht. De groeigetallen staan in tabel 1.

3.3 Fourageer inspanning in aantal happen per 30 minuten en per dag

Het aantal happen per 30 minuten voor groepsvissen en territoriale vissen is weergegeven in figuur 5A en B. In deze figuren zijn juveniele, midfase en terminale vissen opgenomen. De happen van groepsvissen zijn geteld op het ondiepe rif, die van territoriale vissen op het diepere rif (gorgoonzone, blauwe rand en rifthelling). Er is een afname in het aantal happen met toenemend visgewicht. Het aantal happen per 30 minuten verschilt tussen groeps en territoriale vissen. Territoriale vissen ($n=54$) nemen significant minder happen per 30 minuten dan groepsvissen ($n=72$) (Ancova: $F_{(2,120)}=91.02$ $P<0.001$). In figuur 7 is het aantal happen per uur uitgezet tegen tijd op de dag. De waarden zijn het gemiddelde van een aantal protocollen. De maximale fourageer activiteit ligt tussen 12.00 en 16.30.

Het totaal aantal happen dat per dag wordt genomen door individueel gevolgde vissen is weergegeven in figuur 6. Het totaal aantal genomen happen per dag door groepsmannen ($n=14$) ligt significant hoger dan het totaal aantal happen genomen door territoriale mannen ($n=9$) (Two-Sample analysis: $t=6.35$, $P<0.001$). Van de groepsmannen laten f en i in de tweede periode een afname zien in het totaal aantal happen. Territoriaal D neemt in beide perioden veel happen in vergelijking met andere territoriale mannen.

3.4 Dieetsamenstelling

De dieetsamenstelling van *S. viride* staat in tabel 2. Het grootste gedeelte van het voedsel van *S. viride* bestaat uit algen. Groeps en territoriale mannen nemen meer dan 95% van alle happen op algen terwijl 4% van de happen op levend koraal worden genomen. De overige happen worden genomen op andersoortig voedsel zoals sponzen en wormen. Het dieet van territoriale mannen is veel gevarieerder dan dat van groepsmannen. Groepsmannen

eten voornamelijk Ytu (99%) terwijl territoriale mannen daarnaast nog een hoog percentage Hotu nuttigen (40%). Groepsmannen eten de hele dag de verschillende vegetaties in dezelfde verhouding. Territoriale mannen daarentegen eten later op de dag significant meer Ytu dan Hotu. Bij de groepsmannen zijn de verschillen tussen happen die s'ochtends genomen worden en de happen die s'middags gegeten worden erg klein. Volgens de sign-test is er geen significant verschil. Het instellen van een limiet, het verschil in percentage happen tussen ochtend en middag moet groter zijn dan 1%, bevestigt alleen maar het resultaat van de sign-test. Ook midfase dieren die tot een harem behoren en binnen een territorium fourageren laten ook een verschuiving zien van Hotu naar Ytu. Midfasedieren van het ondiepe rif vertonen deze verschuiving niet (tabel 3).

Het percentage happen van het totaal aantal happen dat per dag genomen uit een juffervis tuintje is weergegeven in figuur 10. Territoriale mannen nemen een hoger percentage happen uit een juffervis tuintje dan groepsmannen, het is echter slechts een fractie van het totaal aantal happen dat per dag genomen wordt.

3.5 Opname aan AFDW, Proteïne en Energie

De totale opname aan AFDW, Proteïne en energie per dag door groeps en territoriale mannen is uitgezet tegen visgewicht (fig. 8 A,B,C). Er is geen significant verschil tussen groeps mannen (n=14) en territoriale mannen (n=9) in de opname aan AFDW ($F_{(1,21)}=1,493$ $P<0.236$), Proteïne ($F_{(1,21)}=2.899$ $P<0.104$) en Energie ($F_{(1,21)}=2.389$ $P<0.138$). De figuren tonen allen een toename in de opname bij toenemend visgewicht. Bij de meeste vissen is de opname de tweede periode hoger dan de eerste, bij groepsman f en territoriaal C is dit echter niet zo. Hier is in de eerste periode een hogere opname berekend.

3.6 Assimilatie van AFDW, Proteïne en Energie

De hoeveelheden geassimileerd AFDW, Proteïne en Energie per dag voor groepsmannen en territoriale mannen is uitgezet tegen visgewicht (fig. 9 A,B,C). In alle figuren is er een significant verschil tussen geassimileerde hoeveelheid door groepsmannen en territoriale mannen. Territoriale mannen (n=9) assimileren significant meer AFDW ($F_{(1,21)}=27.243$ $P<0.0001$), Proteïne ($F_{(1,21)}=8.437$ $P<0.009$) en Energie ($F_{(1,21)}=17.660$ $P<0.0001$) per dag dan groepsmannen (n=14). In figuur 6 is te zien dat groepsman f in de tweede periode duidelijk minder happen neemt dan in de eerste periode. Zijn hoeveelheid geassimileerde AFDW, Proteïne en Energie liggen in de tweede periode iets lager dan in de eerste periode. Groepsman i neemt in de tweede periode ook duidelijk minder happen dan in de eerste periode. Echter de hoeveelheid geassimileerde AFDW, Proteïne en Energie ligt in de range van de territoriale mannen.

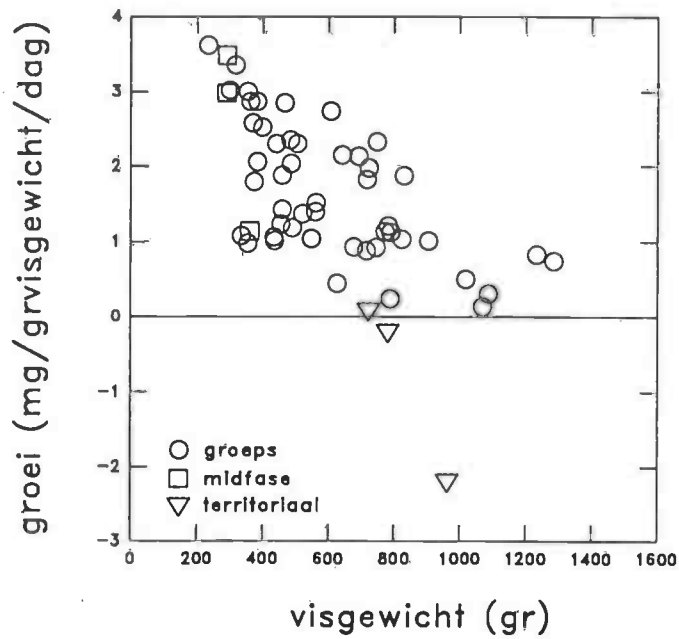


Fig. 3. De absolute groei van midfase (□), groeps (○) en territoriale (▽) vissen uitgezet tegen het visgewicht. De groei neemt af bij toenemend visgewicht.

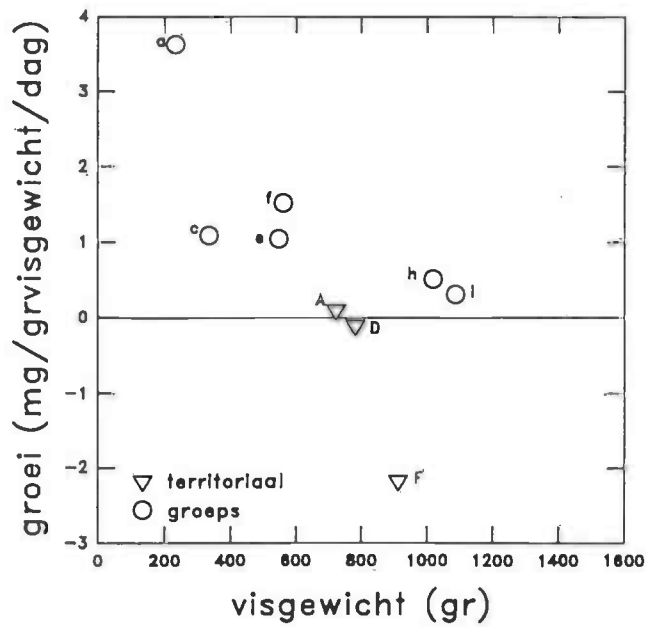
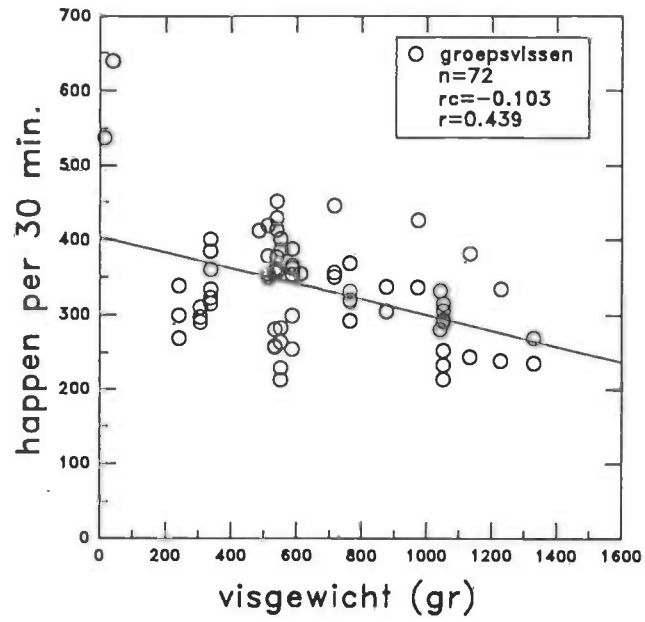


Fig. 4. De absolute groei van individueel gevolgte groepsterminale (○) en territoriale terminale (▽) individuen van *S. viride*. De letters bij de symbolen verwijzen naar tabel 2 waarin de gegevens van de individueel gevolgte vissen staan.

A



B

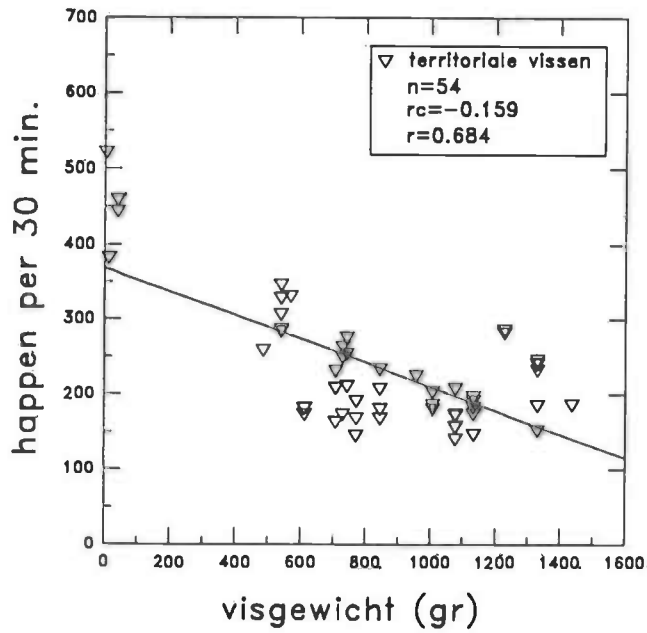


Fig. 5. Aantal happen genomen per 30 minuten uitgezet tegen visgewicht. (A) Aantal happen per 30 minuten genomen door groepsvissen die fourageren op het ondiepe rif (0-6m diepte). (B) Aantal happen per 30 minuten door territoriale vissen die fourageren binnen territoria op het diepere rif (6-24m diepte).

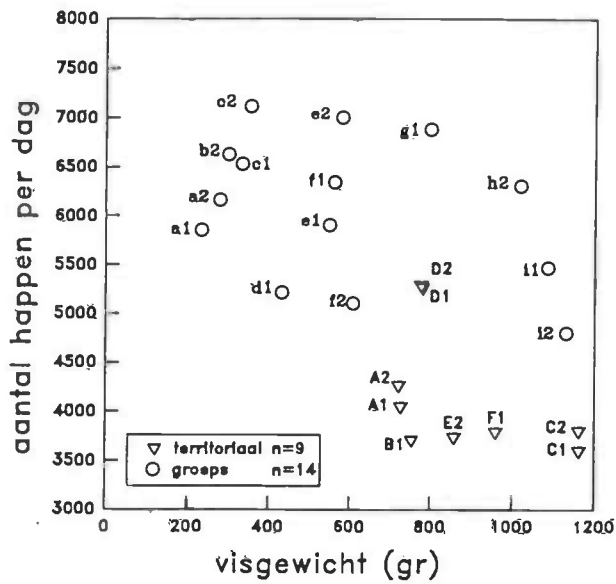


Fig. 6. Het totaal aantal happen per dag genomen door groepsmannen en territoriale mannen uitgezet tegen het visgewicht. De letters verwijzen naar tabel 1 waar de individuele gegevens staan, de cijfers 1 en 2 staan voor de twee periodes waarin de protocollen gemaakt zijn. Periode 1: groepsmannen 16-5 tot 06-6, territorialen 18-6 tot 11-7. Periode 2: groepsmannen 10-8 tot 19-8, territorialen 02-9 tot 5-10.

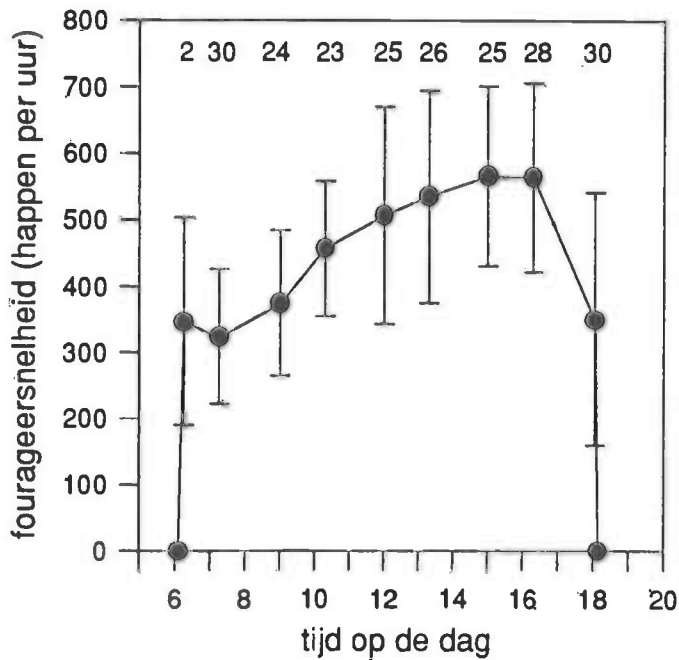


Fig. 7. Dagelijks patroon van de fourageer activiteit van *S. viride*. Het aantal happen per uur met \pm SD van alle lengte klassen uitgezet tegen de tijd op de dag. De getallen boven in de figuur staan voor het aantal observaties.

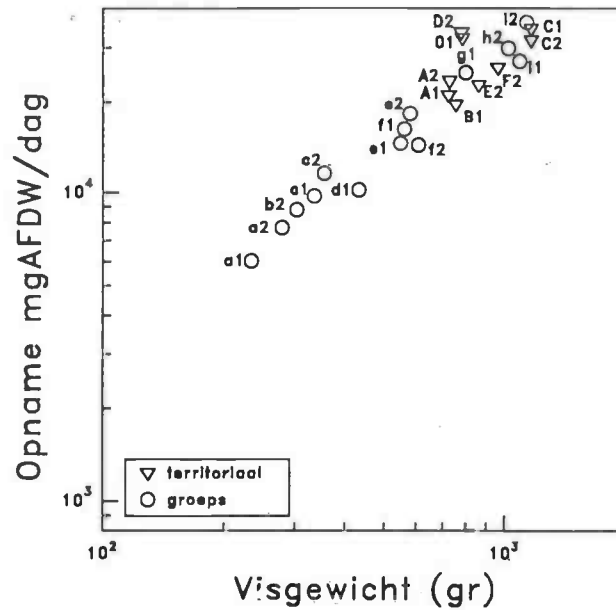


Fig. 8A. Totale opname AFDW per dag voor groepsmannen en territoriale mannen uitgezet tegen visgewicht. De letters verwijzen naar tabel 1 waar de individuele gegevens staan, de cijfers 1 en 2 staan voor de twee periodes waarin de protocollen gemaakt zijn. Periode 1: groepsmannen 16-5 tot 06-6, territorialen 18-6 tot 11-7 Periode 2: groepsmannen 10-8 tot 19-8, territorialen 02-9 tot 5-10.

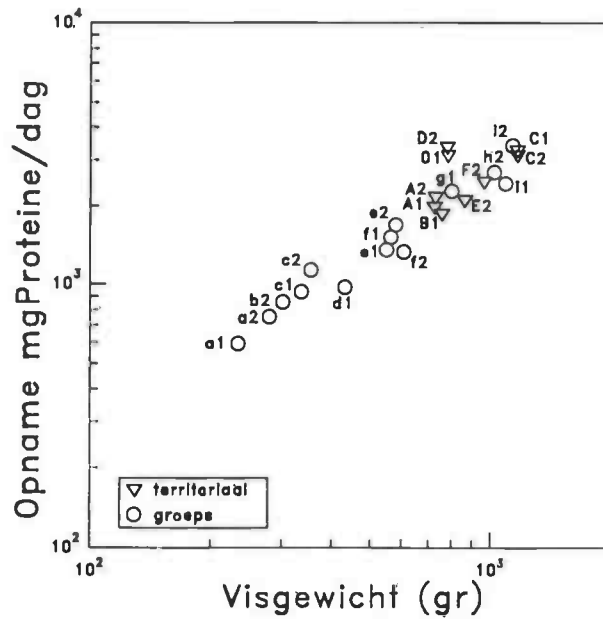


Fig. 8B. Totale opname aan Proteïne per dag voor groepsmannen en territoriale mannen uitgezet tegen het visgewicht. De letters verwijzen naar tabel 1 waar de individuele gegevens staan, de cijfers 1 en 2 staan voor de twee periodes waarin de protocollen gemaakt zijn. Periode 1: groepsmannen 16-5 tot 06-6, territorialen 18-6 tot 11-7 Periode 2: groepsmannen 10-8 tot 19-8, territorialen 02-9 tot 5-10.

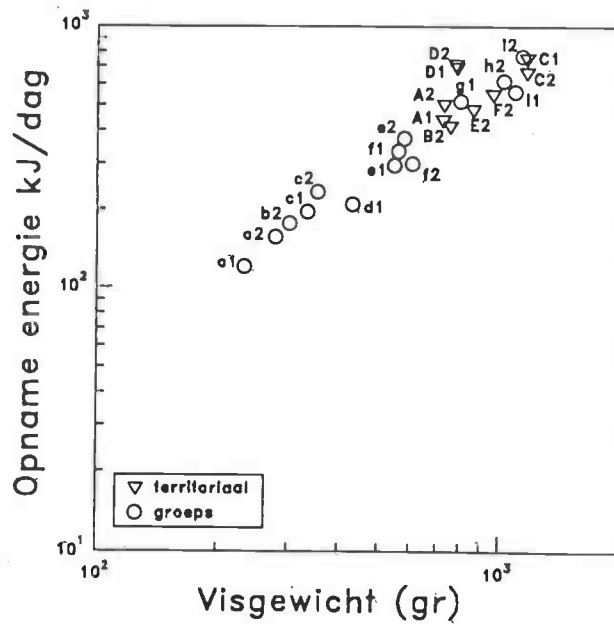


Fig. 8C. Totale opname aan energie per dag voor groepsmannen en territoriale mannen uitgezet tegen het visgewicht. De letters verwijzen naar tabel 1 waar de individuele gegevens staan, de cijfers 1 en 2 staan voor de twee periodes waarin de protocollen gemaakt zijn. Periode 1: groepsmannen 16-5 tot 06-6, territorialen 18-6 tot 11-7 Periode 2: groepsmannen 10-8 tot 19-8, territorialen 02-9 tot 5-10.

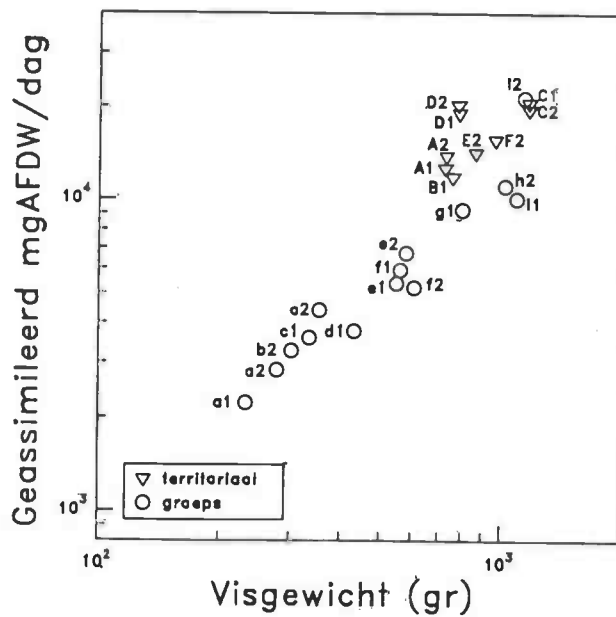


Fig. 9A. Totaal geassimileerd AFDW per dag voor groepsmannen en territoriale mannen uitgezet tegen het visgewicht. De letters verwijzen naar tabel 1 waar de individuele gegevens staan, de cijfers 1 en 2 staan voor de twee periodes waarin de protocollen gemaakt zijn. Periode 1: groepsmannen 16-5 tot 06-6, territorialen 18-6 tot 11-7 Periode 2: groepsmannen 10-8 tot 19-8, territorialen 02-9 tot 5-10.

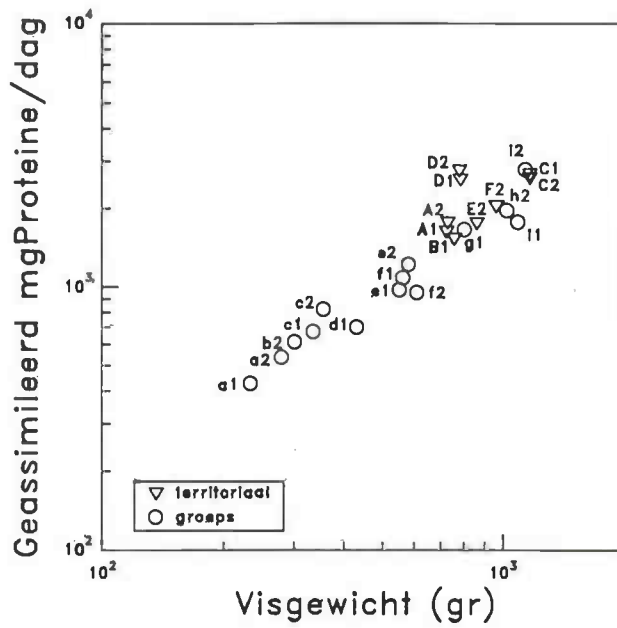


Fig. 9B. Totaal geassimileerd Proteïne per dag voor groepsmannen en territoriale mannen uitgezet tegen het visgewicht. De letters verwijzen naar tabel 1 waar de individuele gegevens staan, de cijfers 1 en 2 staan voor de twee periodes waarin de protocollen gemaakt zijn. Periode 1: groepsmannen 16-5 tot 06-6, territorialen 18-6 tot 11-7
 Periode 2: groepsmannen 10-8 tot 19-8, territorialen 02-9 tot 5-10.

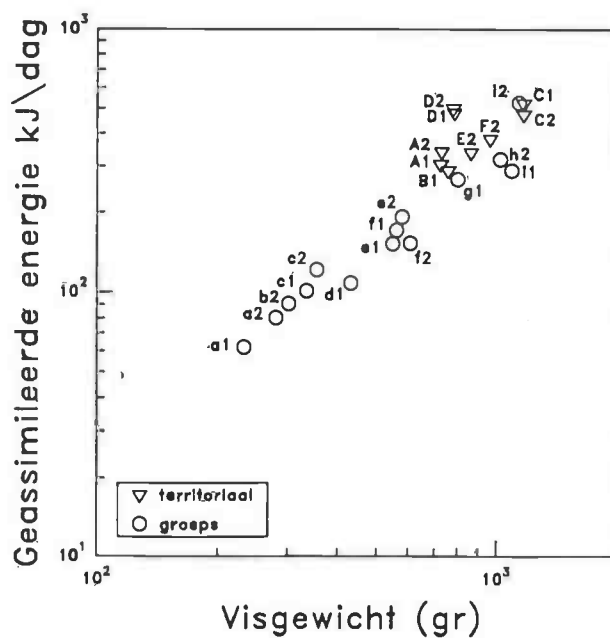


Fig. 9C. Totaal geassimileerd Energie per dag voor groepsmannen en territoriale mannen uitgezet tegen het visgewicht. De letters verwijzen naar tabel 1 waar de individuele gegevens staan, de cijfers 1 en 2 staan voor de twee periodes waarin de protocollen gemaakt zijn. Periode 1: groepsmannen 16-5 tot 06-6, territorialen 18-6 tot 11-7
 Periode 2: groepsmannen 10-8 tot 19-8, territorialen 02-9 tot 5-10.

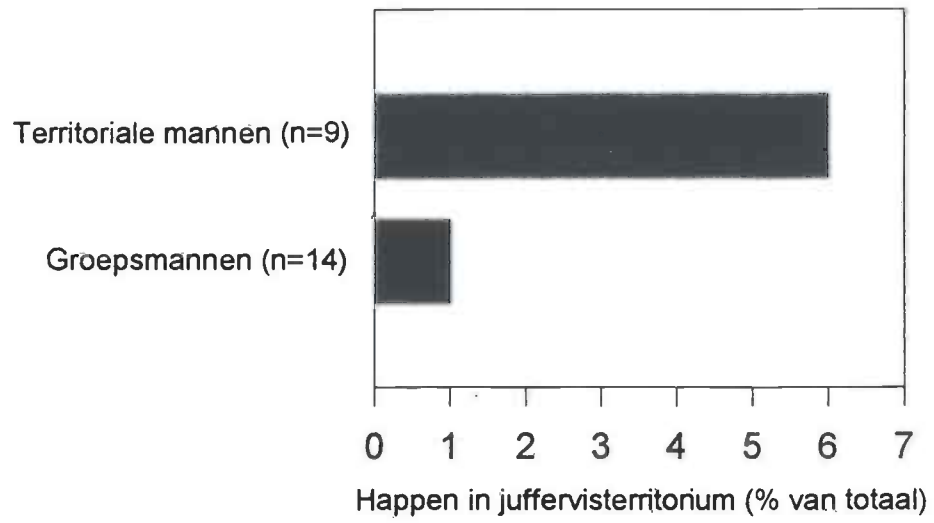


Fig. 10. Percentage van het totaal aantal happen genomen door *S. viride* uit een Juffervisterritorium

Tabel 1. In deze tabel staan alle gegevens van de individueel gevolgde groepen en territoriale vissen van *S. viride*. De kleine letters geven de groepsmannen weer, de hoofdletters de territoriale mannen.

	Opgenomen						Geassimileerd					
	Fwt (gr)	#hap/dag	FI (cm)	AFDW (mg d ⁻¹)	Prot. (mg d ⁻¹)	Ener. (kJ d ⁻¹)	AEDW (mg d ⁻¹)	Prot. (mg d ⁻¹)	Ener. (kJ d ⁻¹)	Groei (mg d ⁻¹)	Paaiing	Datum
A1	721.9	4269	31.2	20974	1995.5	438.7	12550	1629.6	304.2	0.088		18691
A2	727.1	4052	32.7	23339	2183.0	502.7	13725.1	1768.9	340.7		730 1x, 1630 4x	10991
B1	754.0	3710	33.6	19558	1879.3	415.0	11736.2	1536.4	288.5		700 6x	2791
C1	1162.8	3805	37.4	34384	3300.2	755.3	20558.9	2694.1	522.2		700 3x	26691
C2	1162.8	3602	37.4	31529	3155.5	670.2	19552.2	2612.0	473.7		730 3x	3991
D1	781.2	5263	33.0	32055	3153.3	696.2	18960.9	2565.0	478.8	-0.118	700 1x	11791
D2	777.0	5289	33.2	33434	3389.6	716.2	20252.1	2784.8	499.1		730 1x	2991
E2	859.3	3738	34.6	22684	2128.1	480.2	14051.7	1756.1	339.6			5991
F1	960.3	3790	36.6	25724	2492.7	548.5	15545.1	2033.5	381.9			10991
F2	910.6									-2.183	730 9x	51091
a1	233.4	5858	23.2	6033	594.0	120.5	2215.8	427.2	61.8			3691
a2	279.1	6169	24.4	7722	750.8	156.4	2818.6	539.2	79.8	3.626		10891
b2	301.3	6631	25.0	8806	852.5	176.2	3244.3	613.4	90.8			19891
c1	334.5	6529	25.8	9730	933.7	196.6	3579.2	671.5	101.0			6691
c2	354.0	7116	26.6	11560	1128.1	232.9	4380.4	819.3	121.7	1.081		15891
d1	430.7	5215	30.2	10232	970.1	209.7	3760.9	697.5	107.7			18591
e1	548.9	5902	30.8	14509	1355.0	295.4	5354.8	974.9	152.3			4691
e2	579.2	6997	31.2	18236	1692.2	374.0	6712.4	1216.8	192.4	1.042		14891
f1	561.4	6341	29.9	16187	1509.5	333.7	5923.9	1084.2	170.8			28591
f2	607.4	5104	30.5	14338	1328.5	299.4	5217.8	953.0	152.5	1.517		14891
g1	798.0	6885	33.5	24902	2289.5	517.0	9230.5	1649.9	267.5			16591
h2	1018.5	6312	36.2	29733	2709.3	618.7	11040.1	1952.5	320.5	0.504		19891
i1	1086.5	5472	37.1	27107	2450.3	561.7	10011.6	1762.7	290.0		730 2x	28591
i2	1132.0	4806	37.1	36104	3431.5	767.4	21340.4	2791.6	527.7		1630 9x	108916

Tabel 2. De voedselkeuze van *S. viride* groepsmannen en territoriale mannen. Weergegeven is het percentage happen per vegetatie van het totaal aantal happen per dag.

Voedseltypen	territoriale mannen	groepsmannen
Macroalgen		
<i>Dictyota</i> spp.	4.29	0.04
<i>Lobophora variegata</i>	0.25	-
Epilitische en substraat gebonden algen		
Hoge turf	42.45	2.21
IJle turf	39.37	97.13
Kalkroodwier	4.67	0.14
Endolitische algen	4.27	-
Koralen		
<i>Montastrea annularis</i>	2.81	0.34
<i>Colpophyllia natans</i>	0.39	-
<i>Agaricia</i> spp.	0.49	-
<i>Madracis mirabilis</i>	0.02	-
<i>Eusimilia fastigiata</i>	0.13	-
<i>Millepora</i> spp.	0.13	0.14
Div. (sponsen, wormen etc.)	0.73	-

Tabel 3. Verschuiving in de voedsel opname van Hotu naar Ytu voor territoriale mannen en territoriale midfases. De verschuiving treedt niet op bij groepsmannen en groepsmidfases. Bij de Sign-test is D het verschil tussen de ochtend en de middag. Wordt er s'ochtends meer gegeten dan s'middags dan is het teken -, wordt er s'middags meer gegeten dan s'morgens dan is het teken +. Wanneer geldt + = - dan wordt H_0 geaccepteerd, geldt er + ≠ - wordt H_0 verworpen (zie toetsing). Bij de territoriale midfases staat tussen haakjes de standaard error van het gemiddelde. Van groeps en territoriale midfases zijn happen geteld op 1200 uur (n=5) en om 1331 uur (n=5). De percentages zijn gemiddeld.

	Ochtend			Middag			Sign-Test		
	Ytu	Hotu	Div.	Ytu	Hotu	Div.	DYtu	DHotu	Ddiv
Territoriale mannen									
A1	74.7	21.5	3.8	79.5	19.0	1.5	+	-	-
A2	29.1	52.2	18.6	48.6	43.1	7.0	+	-	-
B1	53.0	37.0	10.1	75.1	22.6	2.3	+	-	-
C1	24.3	62.9	12.8	39.0	54.9	6.1	+	-	-
C2	9.7	63.6	23.9	21.4	56.2	9.6	+	-	-
D1	24.2	71.6	4.2	45.2	53.9	0.9	+	-	-
D2	10.2	67.5	22.3	36.2	49.4	10.3	+	-	-
E2	13.6	44.1	43.1	34.9	36.9	19.5	+	-	-
F1	40.1	38.5	20.4	45.2	43.4	5.1	+	+	-
							+>>- sign.	->>+ sign.	
Groepsmannen									
a1	99.6	0.4	-	98.6	1.2	0.2	-	+	+
a2	99.1	-	0.9	99.3	0.5	0.2	+	+	-
b2	99.8	0.1	0.1	99.9	-	0.1	+	-	=
c1	99.6	0.2	0.2	99.1	0.8	0.1	-	+	-
c2	98.7	-	1.3	95.0	4.1	0.9	-	+	-
d1	98.6	0.7	0.7	94.6	5.2	0.2	-	+	-
e1	99.9	0.1	-	99.7	0.2	0.1	-	+	-
e2	99.6	-	0.4	99.7	0.1	0.2	+	+	-
f1	99.1	0.6	0.3	99.4	0.1	0.5	+	-	+
f2	98.2	-	1.8	95.3	4.2	0.5	-	+	-
g1	95.9	1.6	2.5	97.2	1.8	1.0	+	+	-
h2	95.4	4.2	0.4	93.4	5.9	0.7	-	+	+
i1	97.5	2.2	0.3	98.8	1.1	0.1	+	-	-
i2	61.1	30.8	8.1	89.3	8.6	2.1	+	-	-
							+>= niet sign.	+>= niet sign.	
Groeps midfases gemiddeld									
	100	0	0	100	0	0			
Territoriale midfases gemiddeld									
	20.3	79.0	0.74	38.5	60.5	0.96			
	(30.4)	(30.7)	(0.97)	(37.5)	(38.1)	(1.31)			

4. CONCLUSIE EN DISCUSSIE

Op het ondiepe rif fourageren de groepsmannen en op het diepere rif de territoriale mannen. Het aantal happen dat per 30 minuten genomen wordt door groepsvissen ligt significant hoger dan het aantal happen genomen door territoriale vissen (figuur 5A, 5B). In zijn onderzoek aan de Sharpnose Pufferfish, *Canthigaster valentine*, vond Gladstone (1988) ook een lagere fourageersnelheid van territoriale mannen ten opzichte van groepsmannen. Hij geeft als oorzaak van deze afname in het aantal happen dat het beschermen van een territorium tegen indringers en het onderhouden van contacten met de midfasen in het territorium ten koste gaat van de fourageertijd. Aan de andere kant zouden deze harem midfasen kunnen fungeren als zogenaamde "food-finders" voor de territoriale man zoals wordt gevonden bij de striped parrotfish *Scarus iserti* (Clifton, 1991) waardoor het minder tijd kost om voedsel te vinden. Kroon (1991) vond voor *S. viride* op Bonaire dat groepsvissen meer dan 90% van de tijd besteden aan fourageren terwijl dit voor territoriale vissen ongeveer 70% is. Territoriale mannen nemen per dag significant minder happen dan groepsmannen (figuur 6). Territoriale mannen van *S. viride* besteden meer tijd aan interacties met soortgenoten dan groepsmannen wat ten koste gaat van de fourageertijd (Kroon 1991).

Ondanks het verschil in aantal happen per dag tussen groepsmannen en territoriale mannen is er geen verschil in opname aan organisch materiaal (figuur 8A). Dit kan alleen wanneer territoriale mannen per hap meer organisch materiaal opnemen dan groepsmannen. De opname aan proteïne is eveneens gelijk voor territoriale mannen en groepsmannen evenals de energie opname (figuur 8B en 8C). *S. viride* is een selectieve grazer. Voedseltypen met een hoge biomassa en een hoog eiwit en energie gehalte (hoge en lage turf op endolitische algen) worden geprefereerd boven voedsel typen met een lage biomassa en een laag gehalte aan eiwit en energie (lage turf op kalkroodwier en kaal kalkroodwier) (Bruggemann et al. 1994a). Het dieet van de groeps vissen bestaat voor het grootste gedeelte uit lage turf (lage turf op endolitische algen en lage turf op kalkroodwier). Territoriale mannen consumeren veel meer hoge turf op endolitische algen en macroalgen (tabel 2). Op het diepere rif bestaat 12% van de voedseltypen uit betere kwaliteit vegetatie (lage en hoge turf op endolitische algen) tegen 22% op het ondiepe rif (Bruggemann et al. 1994a). De dichtheid aan *S. viride* is ongeveer 5 keer groter op het ondiepe rif waar de groepsmannen fourageren dan op het diepe rif waar de territoriale mannen grazen. Territoriale mannen hebben hierdoor beter toegang tot de betere voedseltypen en hebben een grotere opname per hap doordat de algen biomassa hoger is (Bruggemann et al. 1994b). In de inleiding is al naar voren gekomen dat de algen biomassa in juffervis territoria hoger is dan buiten de territoria (Montgomery 1980, Horn 1989, Carpenter, 1990). Van Oppen (1991) vond dat territoriale mannen 44% van de happen per dag uit een juffervis territorium nemen tegen 33% voor groepsmannen. In dit onderzoek werden echter waarden gevonden van 1% van de happen van groepsmannen en 6% van de happen van territoriale mannen genomen uit juffervis algen tuintjes (figuur 10). Op het ondiepe rif zijn weinig juffervis territoria te vinden in vergelijking met het diepere rif. Het territorium van een juffervis is over het algemeen niet erg groot en vaak niet erg toegankelijk voor grotere vissen. Aangezien de biomassa op het diepere rif toch over het algemeen hoger

is dan het ondiepe rif worden de meeste happen buiten juffervis tuintjes genomen. Vaak worden happen gescoord als zijnde happen in een juffertuintje omdat er interactie is met een juffervis. Juffervissen verjagen echter vissen tot ver buiten hun territorium waardoor happen genomen buiten een tuintje onterecht gescoord worden als happen in een territorium (pers.obser.).

Aangezien *S. viride* bij het grazen een gedeelte van het onderliggende substraat meeneemt is de dichtheid of hardheid van het substraat van belang voor de opname van *S. viride*. Het ondiepe rif (0-6m diepte) bestaat voor $\pm 95\%$ uit hoge dichtheid *Acropora palmata* en *Acropora cervicornis* substraat terwijl $\pm 85\%$ van het diepe rif (6-24m diepte) uit lage dichtheid *Montastrea annularis* substraat bestaat (Bruggemann et al. 1994a). Er is geen verschil in de opname van AFDW, proteïne en energie tussen groeps en territoriale mannen. Er is wel verschil in de mate waarin deze stoffen geassimileerd worden. Territoriale mannen assimileren significant meer organisch materiaal dan groepsmannen (figuur 9A). Er is een verschil in assimilatie efficiëntie tussen een dieet bestaande uit algen die op *Acropora* spp. groeien van het ondiepe rif en een dieet bestaande uit algen die op *M. annularis* uit het diepere rif groeien. In de eerste plaats is zoals hiervoor al gemeld de biomassa van epilithische algen op *M. annularis* substraat hoger dan de biomassa op *Acropora* spp. substraat (resp. $21.5 \text{ mgAfDw} \cdot \text{cm}^{-2}$ en $18.25 \text{ mgAfDw} \cdot \text{cm}^{-2}$) evenals het percentage epilithische algen bedekking (resp. 65.4% en 50%) (Bruggemann et al. 1994b). De epilithische algenfracties zijn direct beschikbaar voor de vertering, dit in tegenstelling tot de in het koraal groeiende endolithische algenfractie. Deze fractie is erg belangrijk gezien de hoge voedingswaarden (Bruggemann et al. 1994a) en kan alleen bereikt worden door het substraat te vermalen in de faryngale molen. Aangezien *M. annularis* een lagere dichtheid heeft (meer open structuur) dan *Acropora* spp. zal *M. annularis* substraat makkelijker te vermalen zijn dan *Acropora* spp. Hierdoor is de endolithische fractie beter toegankelijk hetgeen resulteert in een hogere assimilatie efficiëntie. De assimilatie efficiëntie ligt voor territoriale mannen op 70.5% en voor groepsmannen op 20.2% (Bruggemann et al. 1994b). Het dieet van territoriale mannen bestaat zoals al eerder is gezegd uit hogere kwaliteit voedsel, dat is hogere proteïne en energie gehalten. Territoriale mannen assimileren hierdoor significant meer eiwit dan groepsmannen (figuur 9B). Eiwit wordt geassimileerd met een efficiëntie van 86.1% door territoriale mannen en 64.7% door groepsmannen (Bruggemann et al. 1994b). Er wordt ook significant meer energie geassimileerd door territoriale mannen (figuur 9C) met een efficiëntie van 77.6% terwijl dit maar 38.8% is bij groepsmannen (Bruggemann et al. 1994b).

De fourageer piek ligt bij *S. viride* na de middag tussen 1200 en 1630 (figuur 7). Klumpp en Polunin (1989) relateerden het fourageer patroon bij herbivore vissen aan dagelijkse veranderingen in de voedselkwaliteit. De fourageerpiek ligt op dat tijdstip wanneer de kwaliteit van het voedsel het hoogst is. Zoufal & Taborsky (1991) vonden een dergelijke trend bij twee populaties *Parablennius sanguinolentus* waarbij de fourageerpiek overeen kwam met het tijdstip waarop het voedsel de hoogste kwaliteit had. Er vindt een verschuiving plaats in het dieet van de territoriale mannen. s'Middags wordt er significant meer lage turf gegeten en significant minder hoge turf. Deze verschuiving van hoge naar lage turf wordt waarschijnlijk veroorzaakt door een verbetering van de kwaliteit van de lage turf in de loop van de dag. Er vindt een verlaging van de asfractie plaats en een toename van de oplosbare carbohydraten

(Bruggemann, 1994a). Ook bij territoriale midfasen vindt deze verschuiving plaats. Alleen groepsmannetje i2 laat een verschuiving zien in zijn dieet. Dit komt zeer waarschijnlijk omdat deze groepsman territoriaal is geworden. Hij had een duidelijk gebied waarin hij zich territoriaal gedroeg op de grens van gorgoonzone naar het diepere rif.

Groei en reproductie zijn complementaire processen; zowel groeisnelheid als reproductie worden bepaald door de hoeveelheid voedingsstoffen die vrij komen door het fourageergedrag van de vis. Eiwit en energie zijn belangrijke onderdelen voor de groei en de reproductie (Wootton, 1990, Phillips jr, A.M. 1969). Figuur 3 laat een afname in de groei zien bij een toenemend gewicht voor *S. viride*. Terwijl groeps mannen (n=6) wel toenemen in gewicht zien we dat territoriale mannen (n=3) niet groeien of zelfs afnemen in gewicht (figuur 4). Van Rooij (1993) vond ook dat territoriale mannen niet of nauwelijks groeiden. Dat er van de territoriale mannen maar drie groeigetallen zijn ligt aan het feit dat het erg moeilijk is territoriale mannen te vangen en terug te zetten zonder dat ze hun territorium verliezen. In de meeste gevallen was het territorium de volgende dag bezet, hetzij door een of meerdere groepsterminale hetzij door een naburige territoriale terminaal die zijn territorium had uitgebreid (pers.observ.). De grote afname in gewicht van territoriaal F is waarschijnlijk veroorzaakt door de korte tijd tussen vangst en hervangst, nl 25 dagen (tabel 1) en het feit dat het territorium moest worden terugveroverd. Bij de andere vissen was de tijd tussen twee vangsten minimaal twee maanden. Territoriale mannen zijn dagelijks sexueel actief. Alhoewel zelfs kleine groepsterminale mannen al gameten produceren nemen groeps mannen niet deel aan de reproductie. Alleen de zeer grote groeps mannen paaien zij het slechts zelden op het diepe rif (± 30 m diepte) (Kraan, 1993). De territoriale mannen paaien meerdere keren achter elkaar (tabel 1) met de harem midfasen uit hun territorium. Zowel territoriaal 1b als groepsman i2 paait s'middags. Dit kan zijn door een seizoenswisseling of getij verandering. In het Caraïbisch gebied vindt om het halfjaar een omkering plaats van hoge naar lage vloedstand. Het kan zijn dat hiermee ook de paaitijd varieerd.

Er zijn twee strategieën die *S. viride* kan volgen. *S. viride* kan al vroeg in zijn ontwikkeling veranderen van midfase in groepsman om zodoende snel in gewicht toe te nemen en een territorium te veroveren. Een andere optie is midfase te blijven voor een zekere periode en een territorium binnen een territorium van een territoriale man te bezetten. Midfasen op het ondiepe rif paaien ook maar waarschijnlijk niet zo vaak als harem midfasen. Aangezien er geen maximum grootte voor sexchange is aan te geven kan een grote midfase later alsnog terminale man worden. Midfasen kunnen alleen via het groeps mannen stadium een sexueel reproductieve territoriaal worden (van Rooij 1993). Het lijkt erop dat groeps mannen als het ware in de wachtkamer zitten en wachten tot er een territoriaal wegvalt. Gladstone (1987) vindt dit ook bij de bachelor males van *C. valentini* die in groepen op het rif leven en zo gauw er een territoriale man wegvalt het territorium overnemen. Bij de scholekster (*Haematopus ostralegus*) bestaat ook een soortgelijk fenomeen. Er zijn broedvogels met een territorium en er zijn vogels zonder territorium. Deze groep neemt niet deel aan de reproductie maar probeert eerst een territorium te veroveren (Ens, 1992).

5. DANKWOORD

Bij deze wil ik Henrich Bruggeman bedanken voor onze fijne samenwerking tijdens het veld onderzoek. De volgende fondsen wil ik bedanken voor de subsidies die mijn onderzoek op Bonaire hebben mogelijk gemaakt:

Vakgroep Marienebiologie

Bureau Buitenland

Faculteit Wis-en Natuurkunde

6. LITERATUUR

- Borowitzka, M.A. (1981). Algae and grazing in coral reef ecosystems.
Endeavour, New Series Vol.5. No.3. pp 99-106
- Bak, R.P.M. (1975). Ecological aspects of the distribution of corals in the Netherlands Antilles. *Bijdr. Dierk.* 45: 181-190.
- Bak, R.P.M. (1977). Coral reefs and their zonation in Netherlands Antilles. *Am. Ass. Petr. Geol. USA. Stud Geol.* 4: 3-16.
- Brawley, S.H. & Adey, W.H. (1977). Territorial behavior of threespot damselfish (*Eupomacentrus planifrons*) increases reef algal biomass and productivity. *Env. Biol. Fish.* Vol. 2, No. 1, 45-51.
- Bruggemann, J.H., van Oppen, M.J.H., Breemann, A.M. (1994a). Foraging by the stoplicht parrotfish *Sparisoma viride*. I. Food selection in different, socially determined habitats. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* Vol.106, No. 1 and 2, 41-55.
- Bruggemann, J.H., Begeman, J., Bosma, E.M., Verburg, P., Breeman, A.M. (1994b). Foraging by the stoplicht parrotfish *Sparisoma viride*. II. Intake and assimilation of food, protein and energy. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* Vol.106, No. 1 and 2, 57-71.
- Carpenter, R.C. (1986). Partitioning herbivory and its effects on coral reef algal communities. *Ecological Monographs* 56(4): 345-363
- Carpenter, R.C. (1990). Mass mortality of *Diadema antillarum*. II Effects on population densities and grazing intensities of parrotfishes and surgeonfishes. *Marine Biology*, 104: 79-86
- Clifton, K.E. (1991). Subordinate group members act as food-finders within striped parrotfish territories. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 145: 141-148.
- Duyf, F.C.van (1983). Atlas of the living reefs of Curaçao and bonaire (Netherlands Antilles). Thesis Vrije Universiteit Amsterdam, 37
- Ens, B.J., Kersten, M., Brenninkmeijer, A., Hulscher, J.B. Accepted. Territory quality, parental effort and reproductive success of oystercatchers *Haematopus ostralegus*). *J. Anim. Ecol.*

- Gibson, R.N. (1966). The use of the anaesthetic quinaldine in fish ecology. *Journal of Animal Ecology*, 36: 295-301
- Gladstone, W. (1987). Role of female territoriality in social and mating systems of *Canthigaster valentini* (Pisces: Tetraodontidae): evidence from field experiments. *Marine Biology* 96, 185-191.
- Gladstone, W. (1987). The courtship and spawning behaviors of *Canthigaster valentini* (Tetraodontidae). *Env. Biol. Fish.* Vol. 20, No. 4, 255-261.
- Gladstone, W. (1988). Correlates and possible costs of reproductive success in males of a harem coral reef fish. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium, Australia*, Vol. 2.
- Gnaiger, E. & Bitterlich, G. (1984). Proximate biochemical composition and caloric content calculated from elemental CHN analysis: a stoichiometric concept. *Oecologia (Berlijn)* 62: 289-298.
- Hanley, F. (1984). Time budgeting and foraging strategy of the stoplight parrotfish *Sparisoma viride*, bonnaterre, in Jamaica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 83: 159-177
- Horn, M.H. (1989). Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 27: 167-272
- Klumpp, D.W. & Polunin, N.V.C. (1989). Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. *J. Exp. Biol. Ecol.* Vol. 125, 145-169.
- Kraan, S. (1993). Een vergelijkend onderzoek naar de sociale structuur van de papegaaivis *Sparisoma viride* op Bonaire en Saba. Doctoraalverslag R.U.G.
- Kroon, F. (1991). De invloed van sociale status op het tijdsbudget van de *Sparisoma viride* (stoplight papagaaivis). Doctoraalverslag R.U.G.
- Lewis, J.B. (1977). Processes of organic production on coral reefs. *Biol. Rev.* 52: 305-347

- Lewis, S.M. (1986). The role of herbivorous fishes in the organization of a caribbean reef community. *Ecological Monographs*, 56(3): 183-200.
- Lewis, S.M. & Wainwright, P.C. (1985). Herbivour abundance and grazing intensity on a caribbean coral reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 87: 215-228
- Lowry, O.H., Rosebrough, N.J., Farr, A.L., Randall, R.J. (1951). Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193: 265-275.
- Montgomery, W.L. (1980). Comparative feeding ecology of two herbivorous Damselfishes (Pomacentridae: teleostei) from the Gulf of California, Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 47: 9-24
- Montgomery, W.L. & Gerking, S.D. (1980). Marine macroalgae as food for fish: an evaluation of potential food quality. *Env. Biol. Fish.* Vol.5, No. 2, 143-153.
- Norusis, M.J. (1990a). SPSS/PC+ 4.0 Base Manual for the IBM PC/XT/AT and PS/2. SPSS inc., Chicago.
- Oppen, M. van (1990). Preference, ingestion and assimilation efficiency of algal foods by the stoplight parrotfish, *Sparisoma viride* (bonnaterre), on the fringing reef of Bonaire (N.A.). Doctoraalverslag R.U.G.
- Phillips jr, A.M. (1969). Nutrition, digestion and energy utilization, *Fish Physiology*. 2: 391-432.
- Polunin, N.V.C. (1988). Efficient uptake of algal production by a single resident herbivorous fish on the reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 123: 61-76
- Potts, D.C. (1977). Suppression of coral populations by filamentous algae within damselfish territories. *J. Exp. Biol. Ecol.* Vol. 28, 207-216.
- Reinboth, R. (1968). Protogynie bei Papageifisken (Scaridae). *Z. Naturf.* 23: 852-855
- Robertson, D.R. & Warner, R.R. (1978). Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean, II: the parrotfishes (Scaridae). *Smith. Contr. Zool.* 255: 1-26

- Rooij, J.M., van, Bruggemann, J.H., Videler, J.J. Submitted (a). Variation in growth and condition of *Sparisoma viride*: Field evidence for trade-off between growth and reproduction. Mar. Ecol. Progr. Ser.
- Siegel, S. (1956). Nonparametric Statistics for Behavioral Sciences. International student edition. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1981). Biometry, second edition.
- Vaandrager, F. (1988). Verspreiding en voedselverwerving van papagaavissen op een rif van Bonaire, (N.A.). Doctoraalverslag R.U.G.
- Veghel, M. van (1989). *Sparisoma viride*, Tijdsbudgetten en fourageergedrag van juveniel en midfase dieren. Doctoraalverslag R.U.G.
- Wanders, J.B.W. (1976). The role of benthic algae in the shallow reef of Curaçao (Netherlands Antilles) III : The significance of grazing. Aquatic Botany, 3: 357-390
- Wootton, R.J. Ecology of Teleost Fishes. Chapter six, Growth. pp 117-122
- Zoufal, R & Taborsky, M (1991). Fish foraging periodicity correlates with daily changes of diet quality. Marine biology 108, 193-196.